download unter www.biologiezentrum.at

ZUR ANWENDUNG STATISTISCHER KORRELATIONSMETHODEN AUF DIE LICHTABHÄNGIGKEIT DER PRIMÄRPRODUKTION IM ATTERSEE

Kurt BAUER

1. Summary

Simple linear correltion between the rough data of active chlorophyll a (or biomass), light intensity and primary production gives bad results and intends the misleading conclusion of a light- independent production. But in lake Attersee with its deep epilimnion and therefore rather orthograde chlorophyll distribution we can divide the production per unit area by the chlorophyll content of the euphotic zone (2,5 x secchi depth) and plot this productivity versus light intensity at the surface. Two distinct saturation characteristics were found, a low one for the winter- plankton (large diatoms mainly) and a high one for the summer- plankton (small species, several taxonomic groups). A plot in reciproke sclaes (Lineweaver- Burk- plot) shows strict and high significant linear correlations and thus a strong light dependence of production within each season.

2. Einleitung

Die Komplexität von Ökosystemen verleitet dazu, die Zusammenhänge zwischen verschiedenen gemessenen Parametern durch lineare Korrelationen der Rohdaten eruieren zu wollen. Man gibt sich meist mit halbwegs hohen Korrelationskoeffizienten (r) zufrieden, soweit sie nur signifikant sind und schließt andernfalls sogar gerne auf eine Unabhängigkeit.
Wie irreführend dieses Vorgehen sein kann, zeigt die Auswertung der Daten für aktives Chlorophyll a, Algenfrischgewicht, Lichtintensität (Globalstrahlung) und Primärproduktion im Attersee (OECD- Programm 1976 - 1977).

download unter www.biologiezentrum.at

Wir haben im ersten Atterseebericht (BAUER und GEIPEL 1976) die in Tabelle 1 wiedergegebenen Korrelationen veröffentlicht und daraus auf eine völlige Unabhängigkeit der Produktion vom Lichtangebot geschlossen. Eine gewisse Plausibilität lag in der vermuteten Nährstofflimitierung. Es soll nun gezeigt werden, daß die Lichtabhängigkeit der Primärproduktion in naturgesetzlicher Strenge erkennbar wird, wenn einige limnologische Kenntnisse berücksichtigt und die Rohdaten nach logischen Gesichtspunkten miteinander verrechnet werden, bevor man sie der linearen Korrelationsanalyse zuführt.

Einfach Korrelationen single correlations	Biomasse	Chl.a	Produktion
Strahlung Irradiation	- 0,198	- 0,188	+ 0,055
Biomasse		+ 0,709	+ 0,621
Chl.a			+ 0,646

Multiple Korrelation 0,715

Tabelle 1: Korrelationen der Rohdaten 13. 11. 74. bis 12. 12. 1975

Correlations of the rough data

Unterstrichene Korrelationskoeffizienten sind auf dem 1 % Niveau signifikant

Marked coefficients are significant at 1 % level

3. Theorie

Exponiert man Algenkulturen gleicher Zellkonzentration, Nährstoffkonzentration und Art verschiedenen Lichtstärken, so kann man eine Lichtabhängigkeit der Photosynthese messen, die von einer Proportionalität in eine Sättigung

download unter www.biologiezentrum.at

und schließlich in eine Lichthemmung übergeht. Solche Kurven wurden auch mit natürlichen, gemischten Phytoplanktonpopulationen im Labor (SHEARER, FEE, DE CLERQ 1974 - 1977) und in situ gemessen (GÄCHTER 1972). BANNISTER (1974 a) referiert die Versuche verschiedener Autoren (TALLING, VOLLENWEIDER, FEE), hierfür analytische Formeln zu entwicklen. Besonders sei auch auf den Beitrag von SENFT (1977, SIL Kongress Kopenhagen) hingewiesen.
TALLING (1957) zeigte den Zusammenhang zwischen solchen Lichtcharakteristiken und den Tiefenprofilen der Primärproduktion in Seen. Ein homogen in der euphotischen Zone verteiltes Phytoplankton erzeugt mit der exponentiell abnehmenden Lichtstärke die üblichen Profile mit einer oberflächlichen Minderproduktion, einem Maximum und einer Zone exponentiell mit der Tiefe abnehmender Produktion. Die Form dieser Kurve ändert sich nicht mit wechselnder Einstrahlung, sie verschiebt sich aber parallel auf der Tiefenachse. Diese Phänomen konnte an zwei aufeinanderfolgenden, sehr unterschiedlich hellen Tagen auch am Attersee beobachtet werden (29. 1. und 30. 1. 1975).
Daraus ergibt sich die folgende Erwartung für den Zusammenhang zwischen Lichtangebot und Flächenproduktion: Soweit das Plankton in Menge und Zusammensetzung einheitlich ist, sollte die Produktion bei niedrigen Intensitäten etwa proportional der Einstrahlung zunehmen. Der gleiche Intensitätsunterschied bedeutet bei zunehmenden Intensitäten einen immer geringeren Unterschied in der "Eintauchtiefe" des "Einheitsprofils" der Produktion und zudem werden bei ganz hohen Intensitäten immer stärkere lichtgehemmte Partien mit einbezogen, sodaß ein immer geringerer Zuwachs der gesamten Produktion entsteht.

download unter www.biologiezentrum.at

Es ist also eine Sättigungscharakteristik zu erwarten, wie sie in der Enzymchemie durch die Michaelis- Menten-Gleichung beschrieben wird:

$$V = \frac{V_{max} \quad (S)}{K_m + (S)} \qquad (1)$$

V ist die Reaktionsgeschwindigkeit, entsprechend der Produktion
V_{max} ist die maximal erreichbare, die Sättigungsgeschwindigkeit,
(S) die Substratkonzentration (Lichtstärke) und
K_m die M chaeliskonstante, also die zur halbmaximalen Geschwindigkeit nötige Konzentration

V ist der Enzymkonzentration proportional, so wie auch eine Proportionalität von Chlorophyll und Produktion anzunehmen ist, Gleichverteilung und einheitliches Artenspektrum vorausgesetzt. Chlorophyllreichere und kleinere Arten produzieren rascher. Deshalb müssen auch Messungen bei ähnlichen Planktonzusammensetzungen zu Gruppen zusammengefaßt ausgewertet werden.
Eine Michaelis- Menten- Kinetik kann doppelt reziprok dargestellt werden. Sie wird so zu einem Lineweaver-Burk- Plot, einer Geraden mit der Gleichung

$$\frac{1}{V} = \frac{K_m}{V_{max}} \times \frac{1}{(S)} + \frac{1}{V_{max}} \qquad (2)$$

Damit ist eine Stufe der Verrechnung erreicht, die der linearen Korrelationsanalyse direkt zugänglich ist.

4. Methode

Alle zwischen 13. 11. 74. und 19. 11. 76. gemessenen Produktionsprofile wurden linear interpolierend zu je

download unter www.biologiezentrum.at

einem Produktionswert pro m^2 und h integriert. Die während der Expositionszeit gemessene Globalstrahlung wurde in eine Intensität J (kcal/m^2h) umgerechnet. Die Tiefe der euphotischen Zone wurde mit 2,5 x Secchi-Tiefen angenommen und das aktive Chlorophyll a bis zu dieser Tiefe integriert (mg Chl a/m^2). Damit sollte jene Chlorophyllmenge erfaßt werden, die bei höchster Einstrahlung noch produktiv wird, nicht jedoch abgesunkene Biomasse. Der jeweilige Quotient aus Flächenproduktion (Ꝑ) und Chlorophyll a der euphotischen Zone wurde errechnet:

$$\text{"Produktivität" (P)} = Ꝑ \;/\; \text{Chl a} \times \left(\frac{\text{mg C/m}^2\text{h}}{\text{mg Chl/m}^2}\right)$$

P wurde getrennt nach den Meßpunkten in der Unteracher Bucht und bei Weyregg und nach der Planktonzusammensetzung gegen die Lichtintensität aufgetragen. Es wurde unterschieden: Winterplankton = vorwiegend große Diatomeen (Fragilaria, Tabellaria, Asterionella) und Sommerplankton = vorwiegend kleinere Arten verschiedener Taxa, VIII/IX 1975, VI bis VIII/1976: unter 40 % Diatomeen.
Ohne Unterscheidung der Meßorte, aber getrennt nach Sommer- und Winterplankton, wurden die Reziproken 1/P und 1/J korreliert. Aus den Achsenschnittpunkten der Regressionsgeraden, also der Lineweaver- Burk- Plots wurden P_{max} und $J_{1/2}$ ($x = K_m$) ermittelt und die theoretischen Sättigungskurven rekonstruiert.

5. Ergebnisse

In Abbildung 1 (a bis d) sind Produktivitäten gegen Intensitäten aufgetragen. Die erwarteten Sättigungskurven zeichnen sich ab. Auffällig sind die größeren Streuungen in Unterach. Abbildung 2 zeigt die beiden

download unter www.biologiezentrum.at

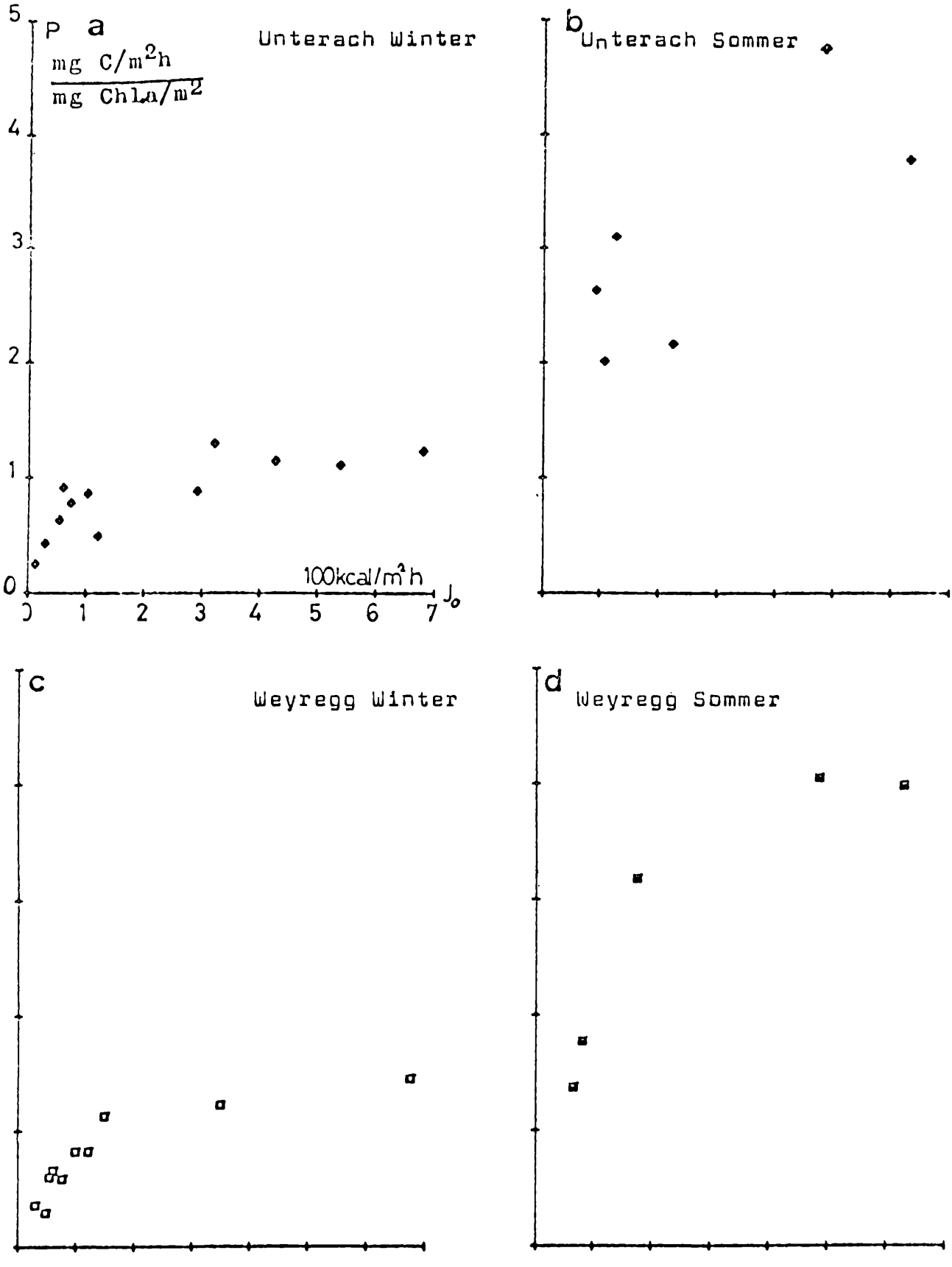

Abbildung 1: Produktivität, aufgetragen gegen Intensität

Productivity (= Production per unit area/ chlorophyll a per unit area) plotted vs. light intensity

download unter www.biologiezentrum.at

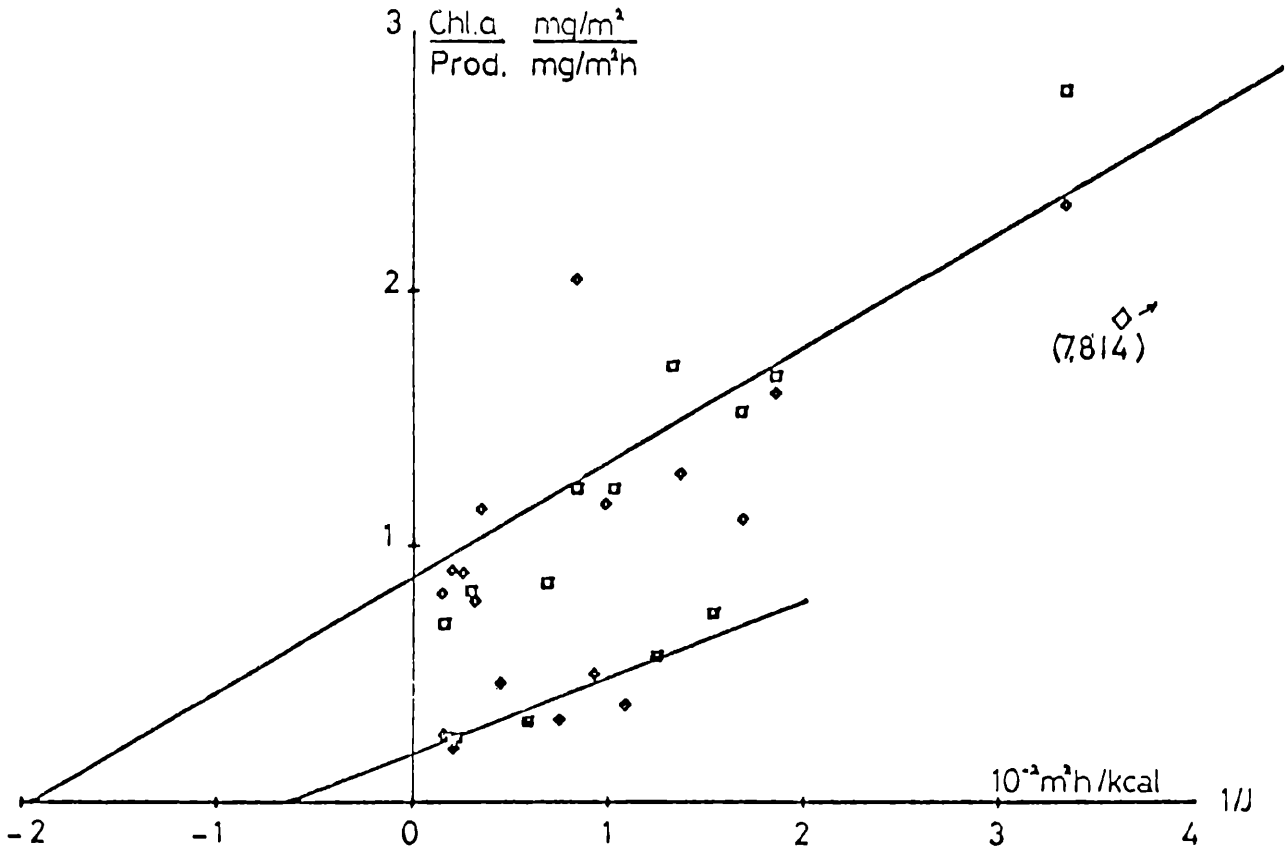

Abbildung 2: Lineweaver- Burk- Plot der Lichtabhängigkeit der Produktivität

Lineweaver- Burk- Plot of the light dependence of the productivity

Die reziproke Produktivität 1/P ist gegen die reziproke Lichtintensität 1/I aufgetragen. Symbole der vier Gruppen von Wertepaaren wie in Abbildung 1!
Eingetragen sind die Regressionsgeraden für alle Winterplankton (obere Gerade) und alle Sommerplankton- Wertepaare (untere Gerade). Die Achsenschnittpunkte dieser Geraden sind $-1/I_{1/2}$ = die reziproke halbe Produktivität und $1/P_{max}$ = die reziproke maximale Produktivität. Der Punkt mit Pfeil (7,814) liegt außerhalb der Abbildung, wurde aber in die Berechnung mit einbezogen.

The inverse productivity 1/P is plotted vs. the inverse light intensity 1/I.
Symbols of the four groups of variable pairs see Abb.1!
The regression lines are plotted too for all winterplankton-(upper line) and all summerplankton- values (lower line). The axis intersections of these lines are $-1/I_{1/2}$ = the inverse half saturation intensity and $1/P_{max}$ = the inverse maximum productivity. The value (7,814) ist out of the plot range but involved to the calculation.

download unter www.biologiezentrum.at

Lineweaver- Burk- Plots für Sommer- bzw. Winterplankton. Alle Messungen sind verwertet, obwohl einige begründete Ausnahmen die Korrelation erheblich verbessern könnten. (Dies wird aus Platzgründen hier unterlassen.) Abbildung 3 stellt die rekonstruierten Sättigungskurven den Meßpunkten gegenüber. Tabelle 2 enthält die dazugehörigen Zahlenangaben.

	Winter	Sommer
Anzahl d.Wertepaare number of variable groups	22	11
$1/P_{max}$	0,879	0,191
P_{max} (mg C/m^{2}h mgChl./m^2)	1,14	5,24
Regressionskoeffizient regression coefficent $b = J_{1/2} / P_{max}$	$0,449 \times 10^{-2}$ $\pm 0,058 \times 10^{-2}$	$0,293 \times 10^{-2}$ $\pm 0,054 \times 10^{-2}$
Korrelationskoeffizient correlation coefficent r	0,864 ± 0,054	0,874 ± 0,071
Signifikanzniveau significance level	1 ppm	1 o/oo
Halbsättigungs-Lichtint. half saturation light intensity $J_{1/2} = K_m$	51 kcal/m^{2}h	154 kcal/m^{2}h

Tabelle 2: Analyse der Lineweaver- Burk- Plots
Analysis of the Lineweaver- Burk- plots

6. Diskussion

Die Einordnung der Daten vom 16. 9. 1976 bereitete gewisse Schwierigkeiten, da hier offenbar gerade die Umstellung der Planktonzusammensetzung erfaßt wurde.

download unter www.biologiezentrum.at

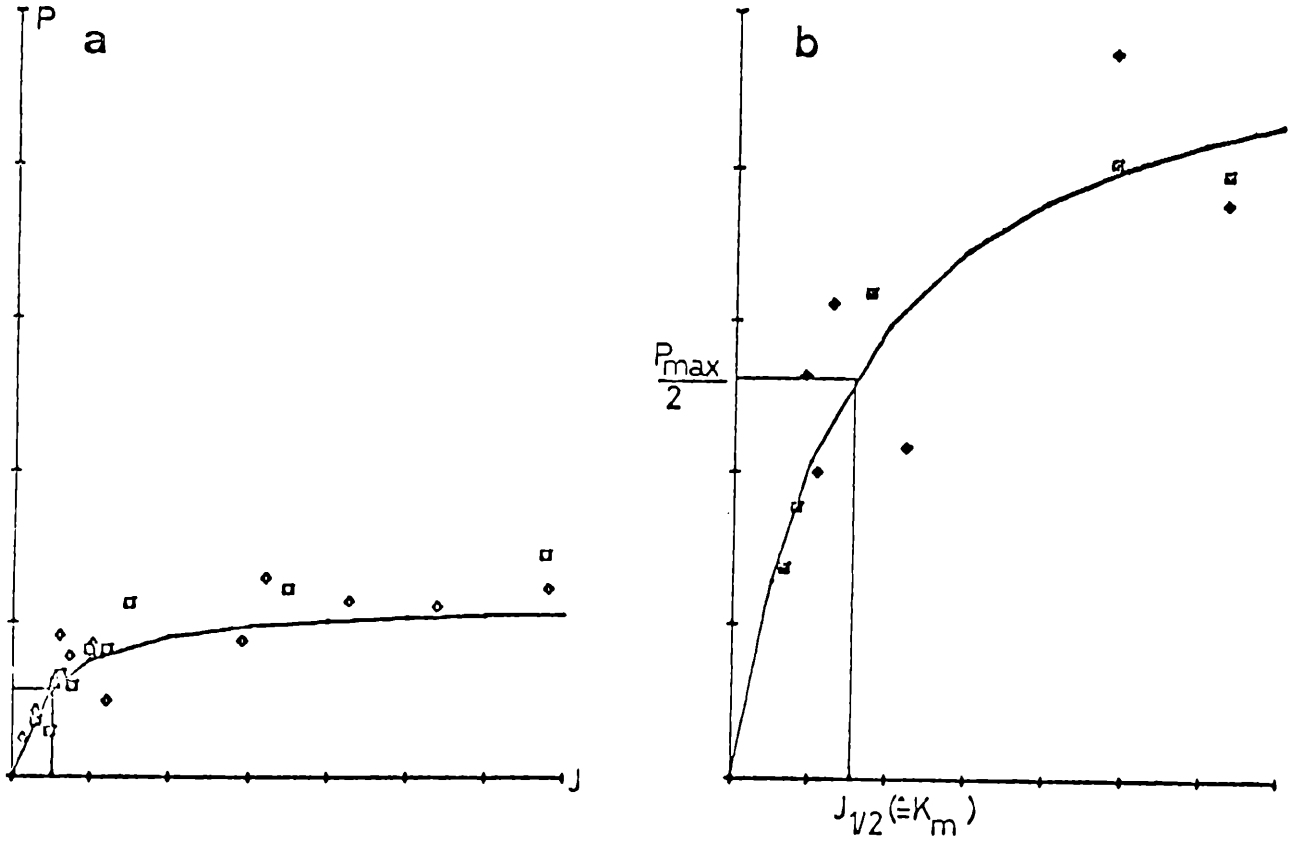

Abbildung 3: Vergleich der theoretischen Sättigungskurven und der Meßwertpaare
a = Winterplankton b = Sommerplankton

Comparison of the theoretical saturation characteristics and the real values
a = winterplankton b = summerplankton

Die Regressionsgeraden des Lineweaver- Burk- Plots sind zurückverwandelt zu den erwarteten Sättigungskurven und den tatsächlichen Werten gegenübergestellt. Der Halbsättigungspunkt ist eingetragen.

The regression lines of the Lineweaver- Burk- plots are reinverted to expected saturation curves for comparison with the real values. The half saturation point is plotted too.

Nimmt man aber den Aufbau der Winterpopulation von großen Diatomeen an, so dürfte auch deren Produktionsleistung ausschlaggebend sein, während die kleinen

Download unter www.biologiezentrum.at

Sommerplanktonformen ihre Höchstleistung hinter sich haben. Deshalb wurden diese Messungen zum Winterplankton gerechnet.
Die erwarteten Sättigungskurven sind bereits in Abbildung 1 evident, mit Ausnahme des Unteracher Sommerplanktons. Auch im Winter zeigt die Unteracher Bucht "Ausreißer", die sehr wahrscheinlich auf die Eindrift minder produktiven Mondseeplanktons zurückgehen, das erstens geschädigt über die Fließstrecke in den Attersee gelangt und zweitens hier ein unzureichendes Nährstoffangebot vorfindet.
Niedrige Produktionen, die einen großen Teil der Meßwerte ausmachen, kommen auch der Erfassungsgrenze der ^{14}C- Methode nahe. Ihre Ungenauigkeit multipliziert sich mit derjenigen der ebenfalls an die Grenze geratenen Chlorophyllbestimmung. Angesichts dessen muß die Lage dieser Punkte auf der Sättigungskurve als hervorragend bezeichnet werden. Der reziproke Line-Weaver- Burk- Plot streut aber gerade bei diesen Werten erheblich. Deshalb gehen diese unsichereren Werte auch besonders stark in die Regressions- und Korrelationsanalyse ein. Sie verfälschen den Regressionskoeffizienten, erhöhen seine Streuung und vermindern den Korrelationskoeffizienten. Vor allem dieser Meßpunkte wegen fällt die rekonstruierte winterliche Sättigungskurve niedriger und flacher aus, als dem Augenschein nach zu erwarten wäre.

Die im zweiten Atterseebericht (BAUER und GEIPEL 1977) wiedergegebenen Profile zeigen im allgemeinen eine gute Gleichverteilung des Chlorophylls im euphotischen Bereich. Dennoch stören einige Schichtungen das Bild. Auch hierdurch vermindert sich der Korrelationskoeffizient. Solche Schwierigkeiten könnten dadurch umgangen werden, daß man innerhalb jedes Profils die Produktion einer Tiefe durch die dortige Chlorophyllkonzentration teilt

download unter www.biologiezentrum.at

und diesen Quotienten gegen die dortige aktuelle Lichtintensität aufträgt. Dieses Verfahren entspräche etwa dem von GÄCHTER (1972) angewendeten, nur daß er wegen der größeren Arteninhomogenität die unterschiedlichen Lichtintensitäten aus dem Tagesablauf bezog statt aus unterschiedlichen Tiefen. Eine Auswertung nach dem angedeuteten Verfahren ist in Vorbereitung.

Die hier aufgefundenen Lichtkurven erscheinen geeignet, aus den in der Wetterstation Weyregg aufgezeichneten Tagesgängen der Globalstrahlung (zur Verfügung gestellt von Dr. Werner MAHRINGER 1975 und 1976) einen sehr viel zutreffenderen Wert der Jahresproduktion zu berechnen, als dies durch eine Mittelung oder Integration der rohen Produktionsraten möglich war. Benötigt werden hierzu außerdem die Jahresgänge der Chlorophyllmenge in der euphotischen Zone, die zwischen den Meßzeitpunkten beispielsweise linear interpoliert werden könnten. Schwierigkeiten machen vorallem die unbekannten Übergangszeiten zwischen den beiden Plankton-"typen".

Der einleitend erwähnte Schluß, die Produktion sei vom Licht unabhängig, ist also nach diesen Ergebnissen zu verwerfen. Er beruhte auf der unlogischen Hypothese eines additiv linearen Zusammenhanges bei der Korrelation der Rohdaten und auf einer gemeinsamen Auswertung sehr unterschiedlicher Planktonpopulationen. Tatsächlich besteht eine sehr strikte Lichtabhängigkeit. Selbstverständlich bedeutet das nicht, daß die Produktion im Attersee nur vom Licht und nicht auch erheblich vom Nährstoffangebot gesteuert würde. Aber dieser Einfluß setzt an den Kenndaten P_{max} und $I_{1/2}$ der Lichtkurven an, zT. durch einen direkten physiologischen Einfluß auf die Lichtcharakteristik der vorhandenen Algen, zT. durch eine Selektion anderer Algenarten mit anderen Lichtcharakteristiken.

download unter www.biologiezentrum.at

Vorallem hierdurch ist ja die Winter- Sommer- Umstellung zu erklären, da zu Beginn des "Sommers" zB. der Silikatgrenzwert für Diatomeen von 0,5 mg SiO_2/l (LUND et. al. 1963) unterschritten wird (vgl. hierzu die Ausführungen in BAUER und GEIPEL 1977, pp. 75). Als Modell für den wechselseitigen Einfluß von verschiedenen Nährstoffen und Licht sei die in HEATH (1972) wiedergegebene Auswertung der Messungen an Fontinalis (HARDER 1921) genannt, der zufolge multiplikativ wirksame Sättigungscharakteristiken der einzelnen Nährstoffe und des Lichtes existieren. Dabei haben scheinbar nur jene Faktoren einen Einfluß, deren Variation sich nicht im Bereich der jeweiligen Sättigung bewegt, soweit sie überhaupt ausreichend variieren. Im Attersee scheint der Nährstoffeinfluß aus einem der beiden Gründe ausreichend konstant zu sein, um eine Lichtcharakteristik zu definieren, die zumindest innerhalb einer Jahreszeit weitgehend konstant ist. Die größeren Schwankungen in Unterach könnten dabei auch zum Teil die rascheren Schwankungen im Nährstoffmilieu widerspiegeln.

7. Literatur

BAUER K. und E. GEIPEL, Primärproduktion bzw. Phytoplankton, In: Atterseebericht 1976 und 1977

BANNISTER T. T., 1974, Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield and upper limit to production, Limnol. Oceanogr. 19, 1 - 12

BANNISTER T. T., 1974, A general theory of steady state phytoplankton growth in a nutrient saturated mixed layer, Limnol. Oceanogr. 19, 13 - 30

DE CLERQ D. R., I. A. SHEARER, Phytoplankton primary production in the Experimental Lake Area using an incubator technique, 1975 data, Fisheries and Marine Service, Environment Canada, Technical report No 647

download unter www.biologiezentrum.at

FEE E. J., 1969, A numerical model for the estimation of photosynthetic production, integrated over time and depth, in natural waters, Limnol. Oceanogr. 14, 906 - 244

FEE E. J., 1976, The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the Experimental Lake Area, northwestern Ontario, implications for primary production estimates, Limnol. Oceanogr. 21, 767 - 783

LUND J. W. G., F. J. H. MACKERETH and C. H. MORTIMER, 1963, Changes in depthand time of certain chemical and physical conditions and of the standing crop of Asterionella formosa Hass in the north basin of Windermere in 1947, Philos. Trans. R. Soc. London 246. 255 - 290

GÄCHTER R., 1972, Die Bestimmung der Tagesraten der planktischen Primärproduktion, Modelle und in situ Messungen, Schw. Ztschr. Hydrol. 34, 212 - 244

HARDER R., 1921, Kritische Versuche zu Blackmans Theorie der "begrenzenden Faktoren" bei der Kohlensäure-assimilation, Jb. wiss. Bot. 60, 531 - 611

HEATH O. V. S., 1972, Physiologie der Photosynthese, Georg Thieme Verlag, Stuttgart

SENFT W. H., An equation for algal phyotosynthesis as a function of both light and intracellular nutrients, Verh. Int. Ver. Limnol. 20, in press

SHEARER I. A., E. F. FEE, Phytoplankton primary production in the Experimental Lake Area using an incubator techniques, 1973 data, Fisheries and Marine Service, Environment Canada, Technical report No 474

SHEARER I. A., Phytoplankton primary produktion in the Experimental Lake Area using an incubator technique, 1974 data, Fisheries and Marine Service, Environment Canada, Technical report No 616

TALLING I. F., 1957, Photosynthetic characteristic of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation, New Phytologist 56, 29 - 50

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Arbeiten aus dem Labor Weyregg

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: 3_1979

Autor(en)/Author(s): Bauer Kurt Max

Artikel/Article: ZUR ANWENDUNG STATISTISCHER KORRELATIONSMETHODEN AUF DIE LICHTABHÄNGIGKEIT DER PRIMÄRPRODUKTION IM ATTERSEE 165-177